Cycle reproductif et gamétogenèse de la dorade coryphène *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) des eaux tunisiennes

par

Amina BESBES BENSEDDIK*, Raouf BESBES, Soufia EZZEDDINE NAJAÏ,
Othman JARBOUI & Ridha MRABET (1)



Résumé. – Le présent travail se propose d'expliquer les stratégies reproductrices adoptées par la dorade coryphène *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758, sur la base de données biométriques combinées à l'étude des structures microscopiques ovariennes et testiculaires faites sur des échantillons cumulés sur deux années, et à un suivi périodique et régulier des débarquements. La dorade coryphène est un poisson gonochorique dont le développement ovocytaire est du type asynchrone, puisqu'en période de reproduction la structure ovarienne est quadrimodale avec la présence simultanée de tous les types d'ovocytes : primordiaux, prévitellogéniques, vitellogéniques et ovules. Confirmé par l'évolution de l'indice gonadosomatique et la biométrie ovarienne, ce constat permet de conclure que cette espèce se reproduit bien dans les eaux tunisiennes et qu'elle se caractérise par des pontes répétées et étalées dans le temps, de mai à septembre.

Received: 17 Jul. 2014
Accepted: 3 Feb. 2015
Editor: K. Rousseau

Abstract. – Reproductive cycle and gametogenesis of the Dolphinfish *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) of Tunisian waters.

The present study aims to explain the breeding strategies adopted by the dolphinfish *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758, on the basis of biometric data combined to the study of microscopic ovarian and testicular structures, made on samples accumulated over two years, and a periodic and regular monitoring of landings. The dolphinfish is a gonochoric species, whose oocyte development is of asynchronous type, since in period of reproduction the ovarian structure is quadrimodal with the simultaneous presence of all types of oocytes: primary, previtellogenic, vitellogenic and ova. Confirmed by the evolution of the gonadosomatic index and the ovarian biometrics, this observation allows to conclude that this species reproduces in Tunisian waters and is characterized by repeated and spread spawning from May to September.

Key words

Coryphaenidae
Coryphaena hippurus
Tunisian coasts
Reproduction
Gametogenesis
Histology

La dorade coryphène, *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758, est un poisson téléostéen, grand migrateur, épipélagique et océanique, que l'on rencontre dans toutes les eaux, tropicales, subtropicales et tempérées du monde. Sa répartition est limitée par l'isotherme de 20°C (Gibbs et Collette, 1959 ; Ditty *et al*., 1994). Sa présence en Méditerranée ouest, au large des îles Baléares, et en Méditerranée centrale, au niveau de la Sicile, de Malte et de la Tunisie, est saisonnière. Les adultes apparaissent en général en mai-juin (Massuti et Morales-Nin, 1995) et les juvéniles sont présents d'août à décembre. Les adultes sont pêchés en même temps que les thonidés et avec les mêmes engins (palangres, sennes tournantes,…) et les jeunes par les Dispositifs de Concentration des Poissons ou DCPs, utilisés essentiellement par les pêcheurs artisanaux, espagnols, italiens, maltais et tunisiens.

De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la biologie de sa reproduction et de son développement gonadique, en particulier en Atlantique par Beardsley (1967), Soichi (1978), Goldberg et Tresierra (1985) et Oxenford (1985). Les données relatives à la Méditerranée se limitent à l'étude du développement gonadique et à la biologie de sa reproduction aux îles Baléares (Lozano-Cabo, 1961), à Majorque (Massuti et Morales-Nin, 1997) et en Sicile (Potoschi *et al.,* 1999). Cependant, il n'y a pas eu d'études détaillées et descriptives de la gamétogenèse.

L'objectif de la présente étude est d'établir une échelle de maturation sexuelle de cette espèce afin de préciser la stratégie de reproduction adoptée et de savoir si les eaux tunisiennes constituent une frayère. À cette fin, la description macroscopique des gonades et l'analyse microscopique par histologie de leurs différents stades de développement, combinées au suivi de l'indice gonadosomatique (IGS), sont réalisés sur des échantillons capturés dans les eaux tunisiennes pendant deux années successives (mai 2012 à décembre 2013).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le rythme d'échantillonnage est mensuel : les échantillons sont issus des débarquements du port de Teboulba (Région Est), premier port de pêche de la dorade coryphène

(1) Institut national des sciences et technologies de la mer (INSTM), Centre de Monastir, BP 59, 5000 Monastir, Tunisie.
[raouf.besbes@instm.rnrt.tn] [soufia.ezzeddine@instm.rnrt.tn] [othman.jarboui@instm.rnrt.tn] [ridha.mrabet@instm.rnrt.tn]
* Corresponding author [amina_besbes@yahoo.fr]

en Tunisie en termes de tonnage débarqué (Besbes Benseddik *et al.*, 1999). L'étude porte sur l'examen DE 379 spécimens, dont 360 (18 < LF (cm) < 63) provenant de la pêche artisanale au moyen des DCPs pendant la campagne de pêche (août à décembre). Elle porte également sur 19 adultes (63 < LF (cm) < 110) capturés comme prises accessoires par d'autres engins de pêche (palangres, sennes tournantes,…) en dehors de la campagne.

Les spécimens sont pesés (balance Mettler, d = 0,1 g) et mesurés (ichtyomètre, d = 0,1 cm). Ils sont ensuite éviscérés et pesés de nouveau. Le sexe est alors déterminé et les gonades sont extraites, pesées (balance Mettler d = 0,01 g) et leur aspect macroscopique est décrit. Des fragments sont ensuite prélevés et fixés dans une solution de liquide de Gilson pour l'étude biométrique. La mesure d'un grand nombre d'ovocytes a été réalisée au moyen d'un micromètre oculaire, monté sur un microscope optique (type KRUSS), afin d'obtenir une distribution de leur fréquence. D'autres fragments de gonades sont en même temps prélevés sur les mêmes échantillons et fixés dans une solution de Bouin, pour servir à l'étude histologique.

La technique des coupes histologiques est classique. Elle fait appel à une coloration double (Hématoxyline-éosine). Après leur fixation au Bouin alcoolique pendant 48 h, les fragments sont lavés et déshydratés à l'éthanol, puis préparés au toluène pour une inclusion à la paraffine. Les blocs ainsi obtenus sont sectionnés en coupes sériées de 5 à 7 μm et colorées.

Les stades ovocytaires sont décrits et analysés sur des coupes montées entre lames et lamelles et observées au microscope optique (type KRUSS).

RÉSULTATS

Caractérisation macroscopique des gonades et indice gonadosomatique (IGS)

L'examen macroscopique des gonades permet de définir cinq stades de développement pour les femelles et trois stades pour les mâles :

Ovaires

Les gonades femelles sont de forme cylindrique, traversées par une vascularisation développée, un aspect et une couleur changeant au cours de la maturation :

- Stade I (immatures) : ovaires longs et fermes de couleur rose pale avec un diamètre de 3 à 5 mm (IGS = 0,29 ± 0,21) ;

Tableau I. - Poids moyen et longueur moyenne (LF) de *Coryphaena hippurus* pêchée dans les eaux tunisiennes, en relation avec l'évolution gonadique des captures et en fonction des mois et des techniques de pêche. DCP : Dispositifs de concentration de poissons *[Average weight and length (LF) of* C. hippurus*, caught in Tunisian waters in relation to gonadal development according to months and to fishing techniques.]*

	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
DCPs								
Femelles				Stade I	Stade I-Stade II	Stade II	Stade II-Stade III	Stade III
Poids moyen (g)				132	236-338	778	867-1072	1554
Écart-type				34	24-86	323	69-122	258
LF moyenne (cm)				25	32-34	42	46-49	56
Écart-type				3	2-3	6	2-3	3
Mâles				Stade I	Stade I	Stade I	Stade I-Stade II	Stade II
Poids moyen (g)				117	316	994	1275-1579	2145
Écart-type				38	51	640	952-1129	134
LF moyenne (cm)				24	33	43	46-52	62
Écart-type				3	3	9	12-9	2
Autres engins								
Femelles	Stade IV	Stade IV			Stade V			
Poids moyen (g)	4455	5013			5880			
Écart-type	2414	18			0			
LF moyenne (cm)	74	88			82			
Écart-type	13	18			0			
Mâles	Stade II	Stade II	Stade II		Stades II			
Poids moyen (g)	5600	8533	15000		17000			
Écart-type	4215	3443	1414		0			
LF moyenne (cm)	78	87	105		100			
Écart-type	21	13	7		0			

- Stade II (début de développement) : ovaires plus larges de consistance ferme et de couleur rose foncé à orange clair avec un diamètre de 8 à 15 mm ; un début de vascularisation est parfois visible à travers la membrane ovarienne (IGS = 0,50 ± 0,11) ;

- Stade III (maturation avancée) : ovaires plus gros et moins fermes, de couleur jaune-orange et de diamètre supérieur à 20 mm ; la vascularisation est plus prononcée, la surface devient granuleuse et les ovocytes sont visibles à l'œil nu (IGS = 0,91 ± 0,13) ;

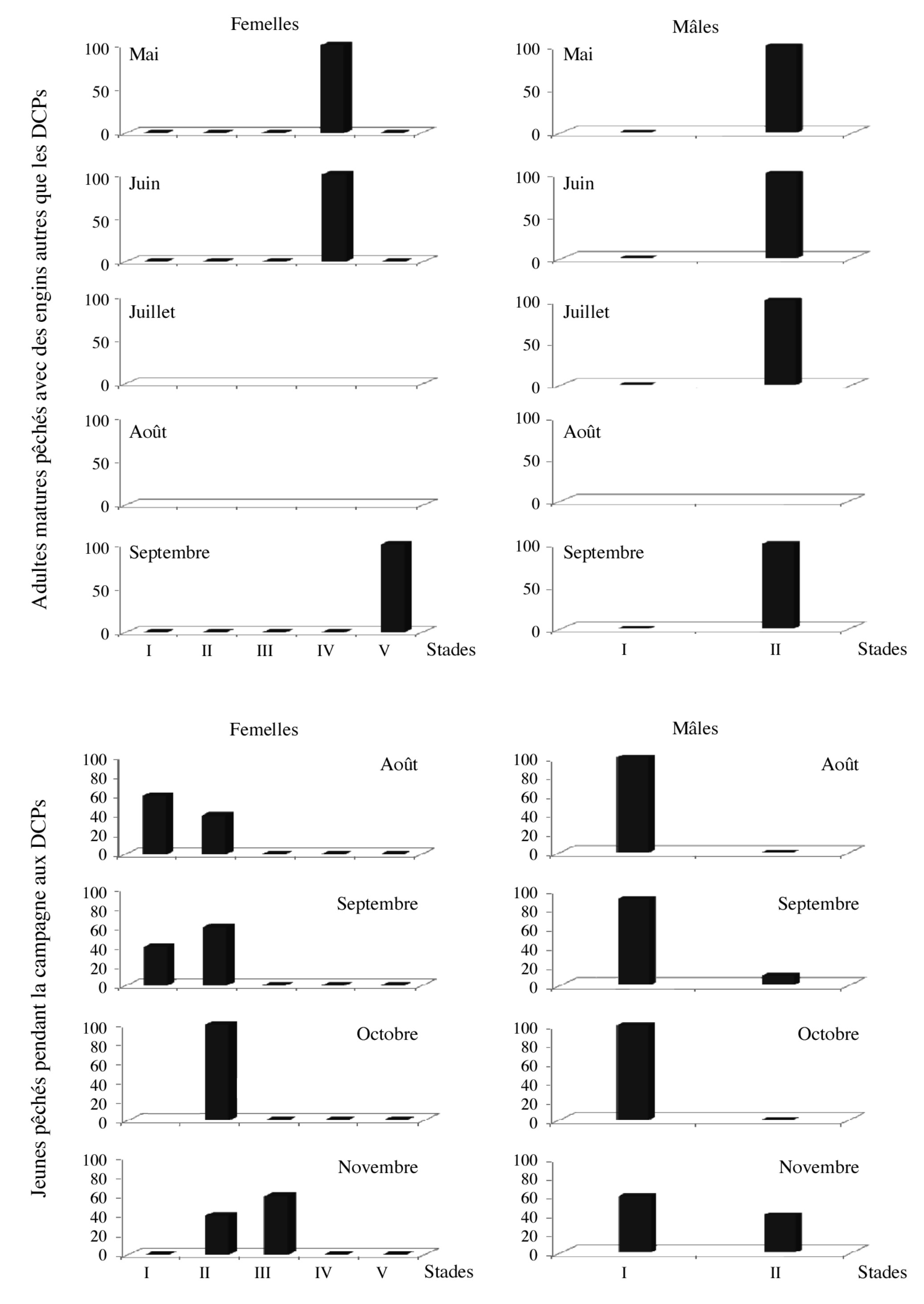


Figure 1. - Variation mensuelle des stades de développement gonadique de *Coryphaena hippurus*, capturée dans les eaux tunisiennes. *[Monthly variation of the gonadic development of* C. hippurus *captured in Tunisian waters.]*

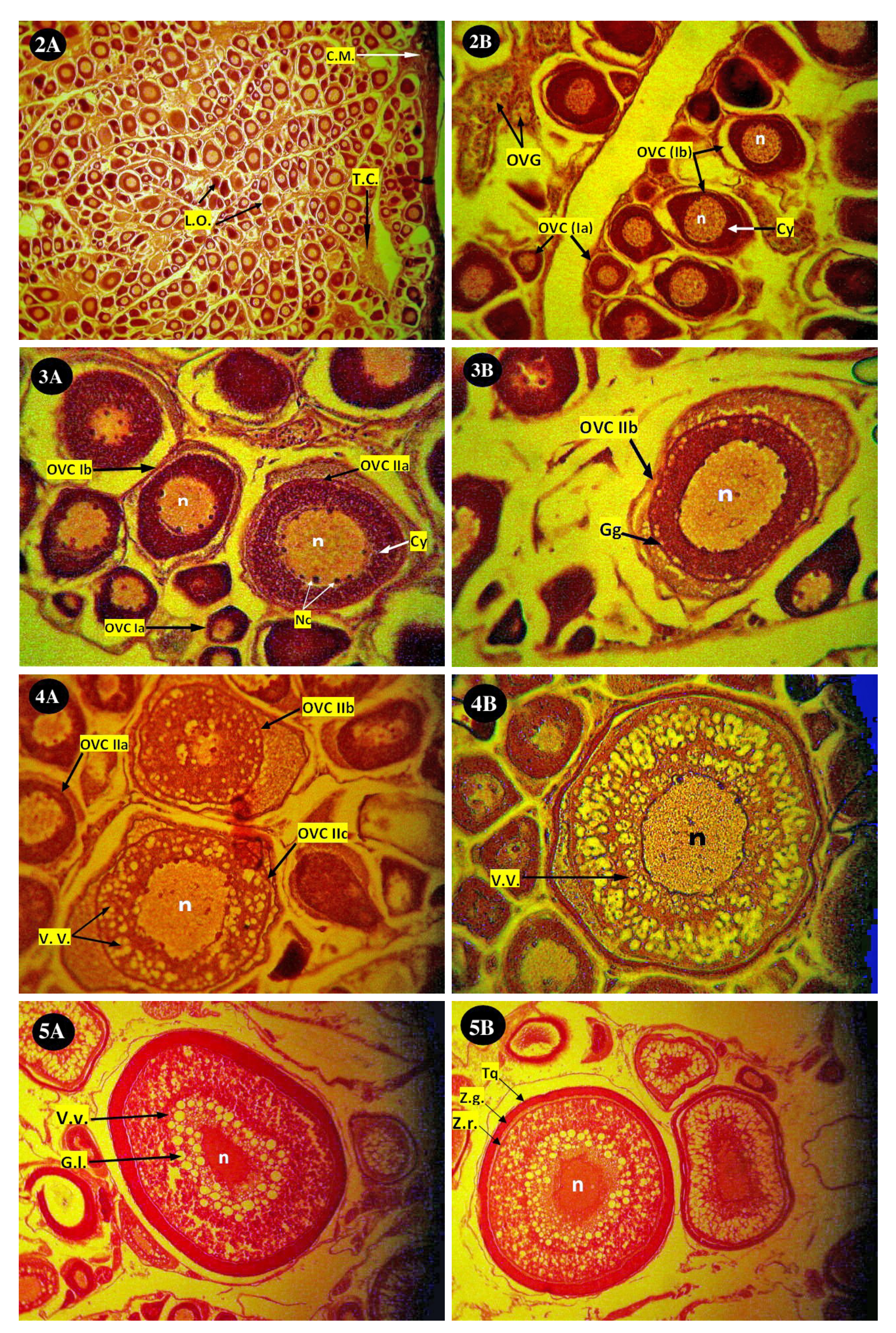


Figure 2. - Début de prévitellogenèse (LF = 29 cm). **A** : Travée d'ovocytes le long des lamelles ovariennes ; **B** : Ovogonies, ovocytes primordiaux Ia et Ib. *[Beginning of previtellogenesis (LF = 29 cm).* ***A****: Oocyte row along ovarian lamella;* ***B****: Ovogonies, primordial oocytes Ia and Ib.]*

Figure 3. - Prévitellogenèse (LF = 37 cm). **A** : Ovocytes secondaires (IIa) avec hétérogénéité cytoplasmique ; **B** : Ovocyte secondaire (IIb) avec apparition des premières inclusions glucidiques. *[Previtellogenesis (LF = 37 cm).* ***A****: Secondary oocytes (IIa) with cytoplasmic heterogeneity;* ***B****: Secondary oocytes (IIb) with appearance of first carbohydrate inclusion.]*

Figure 4. - Début de vitellogenèse (LF = 43 cm). **A** : Ovocyte secondaire en début de vitellogenèse : apparition des granules vitellins et de vésicules glucidiques ; **B** : Ovocyte secondaire (IIc) en vitellogenèse plus avancée : le vitellus envahit tout le cytoplasme. *[Beginning of vitellogenesis (LF = 43 cm).* ***A****: Secondary oocyte vitellogenesis beginning: appearance of vitellin granules and carbohydrate vesicle;* ***B****: Secondary oocyte (IIc) progress vitellogenesis: vitellus overruns all the cytoplasm.]*

Figure 5. - Vitellogenèse (LF = 53 cm). **A** : Ovocyte tertiaire (III) en vitellogenèse avancée: noyau encore central, disparition de la membrane nucléaire ; **B** : Ovocyte (III) en vitellogenèse plus avancée : noyau plus diffus, accumulation de vésicules vitellines et globules lipidiques autour du noyau, zona granulosa et zona radiata bien distinctes. *[Vitellogenesis (LF = 53 cm).* ***A****: Oocyte tertiary (III) in advanced vitellogenesis: nucleus yet central, disappearance of the nuclear membrane;* ***B****: Oocyte (III) in more advanced vitellogenesis: nucleus more diffuse, accumulation of vitelline vesicles and lipid globules around the nucleus, zona granulosa and zona radiata distinct.]*

- Stade IV (matures) : ovaires très gros occupant toute la cavité abdominale avec une membrane très fine ; les ovocytes sont parfaitement visibles à l'œil nu et une simple pression sur l'abdomen suffit à les expulser (IGS = 8,60 ± 2,32) ;

- Stade V (post-ponte) : ovaires flasques avec une intense vascularisation ; la coloration est rouge à marron due à des nécroses. Des ovocytes résiduels sont rencontrés.

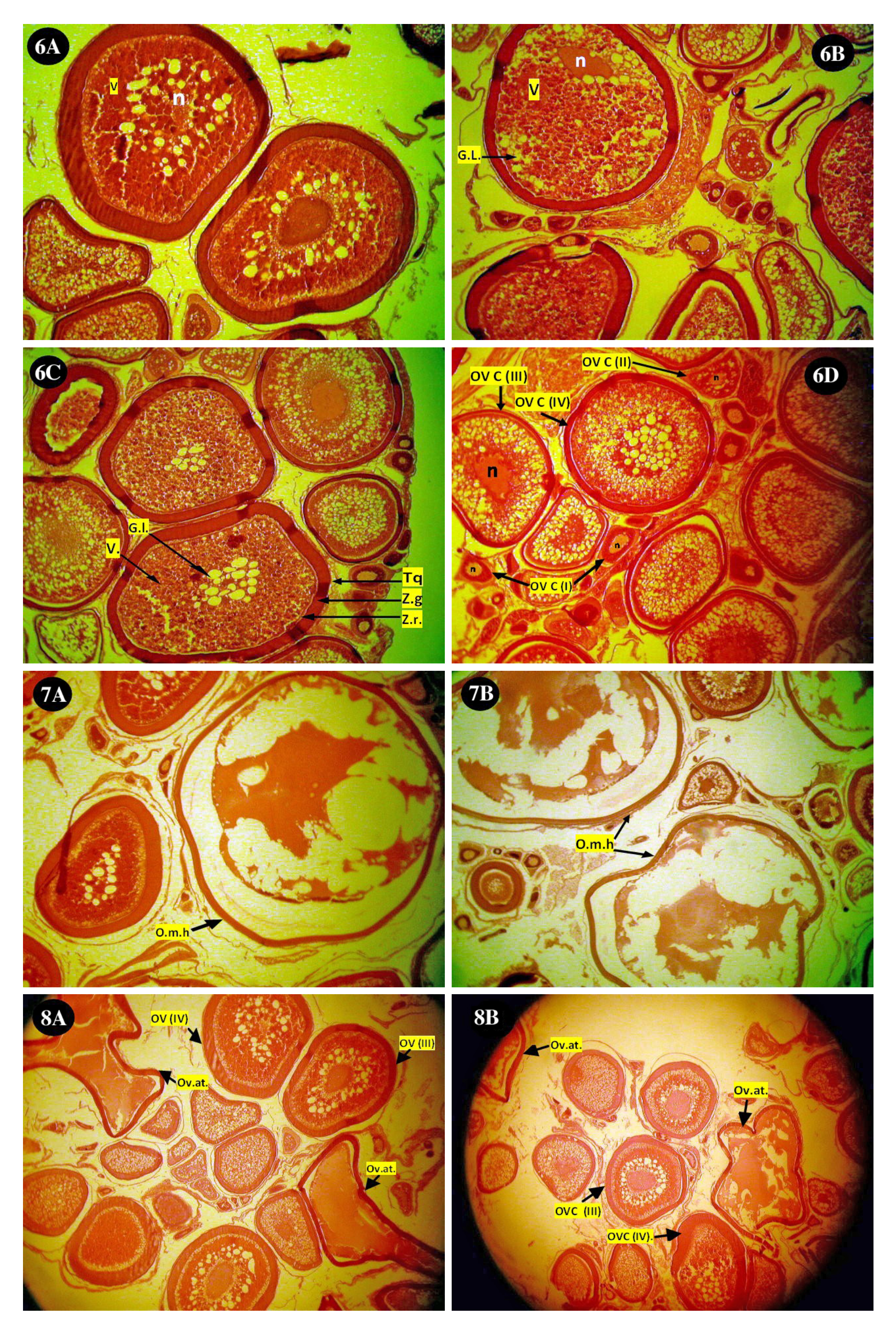
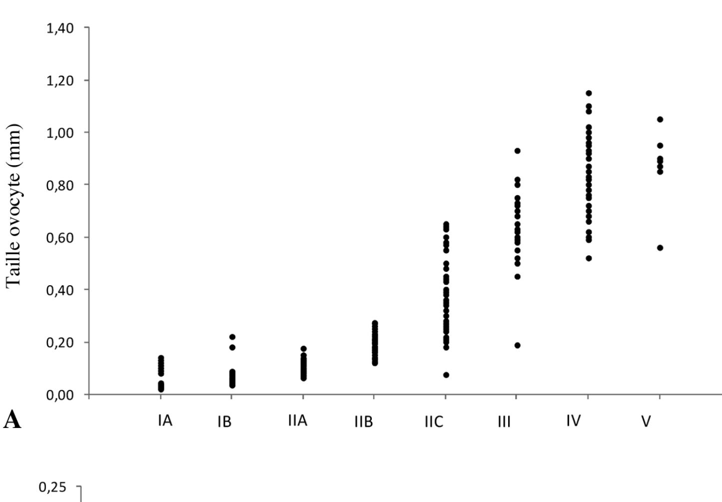
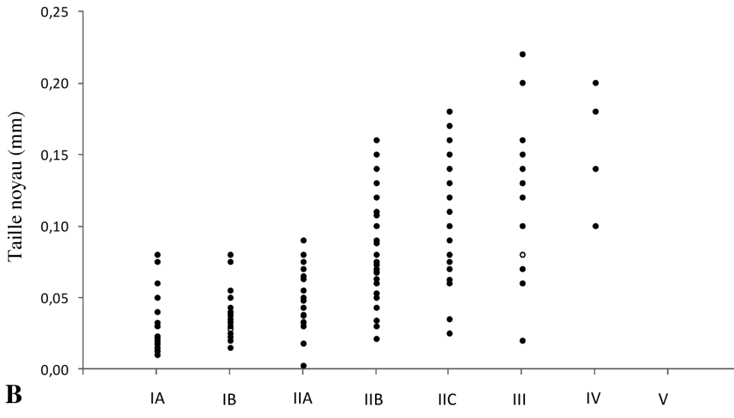


Figure 6. - Maturation (LF = 75 cm) : ovocyte (IV) mature. **A**: Début de migration du noyau vers le pole germinal ; **B** : Migration du noyau ; **C** : Désagrégation du noyau ; **D** : Ovaire mûr avec les quatre stades de développement ovocytaire. *[Maturation (LF = 75 cm): oocyte (IV) mature. **A**: Beginning of migration of the nucleus to the germinal pole; **B**: Migration of the nucleus; **C**: Disintegration of the nucleus; **D**: Ovary mature with the four stages of oocyte development.]*
Figure 7. - Ovocyte mûr, hydraté et prêt à être émis (LF = 82 cm) avec inclusions vitellines brisées dans le cytoplasme. *[Mature oocyte, hydrated and ready to be issued (LF = 82 cm) with vitelline inclusions broken in the cytoplasm.]*
Figure 8. - Ovaire en post-ponte (LF = 98 cm) avec des ovocytes atrésiques et des ovocytes résiduels au stade III : (OVC III) et au stade IV : (OVC IV). *[Ovarian in post-spawn (LF = 98 cm) with atresic oocytes and residual oocytes at stage III (OVC III) and stage IV (OVC IV).]*

Testicules

Les gonades mâles sont constituées de tissus testiculaires. Elles sont fermes et légèrement lobées lorsqu'elles sont dans un état immature et deviennent larges et aplaties en phase de maturation. La couleur varie du rose foncé chez les immatures au blanc chez les matures.





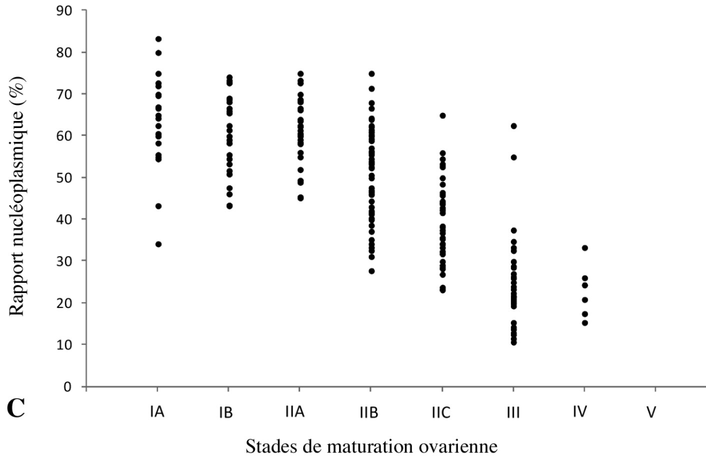


Figure 9. - Evolution moyenne de la taille des ovocytes (**A**), de la taille des noyaux (**B**) et du rapport nucléo-cytoplasmique (**C**) en fonction des stades de maturation ovarienne. *[Average evolution of oocyte size (**A**), of nucleus size (**B**) and nucleo-cytoplasmic ratio (**C**) in function to the stages of ovarian maturation.]*

- Stade I (immatures) : testicules petits, fermes et de couleur rose foncé (absence de laitance) (IGS = 0,14 ± 0,07) ;
- Stade II (matures) : testicules plus larges, fermes et de couleur rose pâle à blanc (présence de laitance) (IGS = 1,12 ± 0,17) ;
- Stade III (post-ponte) : testicules flasques, larges et de couleur rouge-marron.

L'examen macroscopique des gonades révèle que chez les individus pêchés pendant la campagne de pêche (août à décembre), ce sont plutôt les stades I et II qui sont les plus fréquents, aussi bien pour les femelles que pour les mâles (Tab. I). Les stades III sont plus rares, ne sont en général observés qu'en fin de campagne et ne concernent que les femelles. Les spécimens capturés hors campagne (mai à juillet) sont tous adultes et matures. Les femelles sont au stade IV et les mâles au stade II (Tab. I). Nous avons également observé des individus femelles et mâles en post-ponte.

Concernant les coryphènes issues de la pêche artisanale (DCPs), aucun spécimen échantillonné n'avait atteint la pleine maturité. Cependant, un développement gonadique progressif est noté au fil des mois, qui se traduit par un taux de plus en plus important de femelles en cours de maturation. Ce taux passe en effet de 44% en août, à 58% en septembre et 100% en octobre. En novembre-décembre les femelles sont au stade III de maturité. À âge égal, les mâles semblent débuter leur maturité plus tard que les femelles. Le taux de mâles matures produisant de la laitance (stade II) est quasiment nul d'août à octobre. Il passe ensuite à 45% en novembre-décembre et concerne essentiellement de jeunes adultes (Fig. 1)

Caractérisation histologique des gonades

Les stades microscopiques décrits et analysés au microscope optique correspondent à différentes étapes de maturation des ovocytes et des spermatocytes. Sur le plan structural et à l'échelle histo-cytologique, nos observations montrent que l'organisation de l'ovaire consiste en des lamelles ovariques et celle des testicules en des tubes séminifères constitués de cystes, conformément au schéma classique décrit pour les téléostéens par Upadhyay (1977), Billard (1979) et Bruslé (1982).

Ovaires

Le suivi histologique de l'ovaire de *C. hippurus* a montré qu'au cours de l'ovogenèse, la maturation des ovocytes est caractérisée par des divisions intenses des cellules folliculaires. Pour

Selman et Wallace (1989), l'ovogenèse est la transformation de l'ovogonie en ovocyte. Ce processus regroupe toutes les transformations subies par la cellule germinale primordiale pour devenir un ovocyte prêt à être fécondé (avec son vitellus, son enveloppe primaire et ses granules corticaux) (Mellinger, 2002 ; Patiño et Sullivan, 2002).

Le nombre de stades et de sous-stades gonadiques peut varier considérablement selon le schéma de développement ovarien de chaque espèce, mais également en fonction de différents critères de classification utilisés par les différents auteurs (Santos *et al*., 2005). Pour les téléostéens en général, Wallace et Selman (1981) définissent quatre stades de croissance ovocytaire qui sont : la croissance primaire de l'ovocyte, la formation des alvéoles corticales ou vitellogenèse endogène, la véritable vitellogenèse ou vitellogenèse exogène et la maturation finale. Sur la base de ces travaux antérieurs, nous avons divisé le développement ovocytaire de *C. hippurus* en quatre stades, en plus de celui correspondant à la post-ponte, et que nous décrivons comme suit :

- Stade I (ovaire immature et en début de prévitellogenèse) : présence d'ovogonies et d'ovocytes primordiaux. Les ovogonies sont de petite taille (8-10 μm) et peu nombreuses comparées aux ovocytes primaires (Ovc. Ia et Ib), d'aspect homogène de forme polyédrique ou triangulaire et fortement basophile avec un large noyau (Fig. 2) ; leur taille moyenne varie entre 25 et 85 μm et le rapport nucléo-cytoplasmique moyen est de 62% ;

- Stade II (ovaire en prévitellogenèse) : accroissement des ovocytes en (Ovc. IIa : 100 μm) et (Ovc. IIb : 200 μm), contenant de nombreux nucléoles plaqués contre la membrane nucléaire. Une hétérogénéité cytoplasmique est observée en périphérie chez les plus gros ovocytes (Fig. 3) ; il y a un début de formation de la *zona radiata* et de la *zona granulosa* autour de l'ovocyte. Le rapport nucléo-cytoplasmique moyen passe à 56% ;

- Stade III (ovaire en vitellogenèse) : apparition d'une couronne de granules vitellins et de vésicules de nature glucidique de la périphérie de la cellule vers le noyau (Fig. 4) ; ces granules restent plus petits et moins nombreux autour du noyau. Les ovocytes secondaires (Ovc. IIc), ont une taille moyenne de 350 μm et le rapport nucléo-cytoplasmique moyen est de 39%. La maturation se poursuit, l'ovocyte devient arrondi et le vitellus va envahir tout le cytoplasme ; le noyau central devient irrégulier et les nucléoles vont bientôt gagner le cytoplasme (Fig. 5). L'ovocyte tertiaire (Ovc. III) est de 650 μm de diamètre et le rapport nucléo-cytoplasmique est de 25% ;

- Stade IV (ovaire en maturation) : accroissement important des ovocytes (Ovc. IV) qui passent à 900 μm de diamètre, une *zona radiata* très distincte et épaisse avec une migration du noyau vers la périphérie ; ces ovocytes mûrs dominent et constituent plus de 50% des cellules ovariennes ; le reste est composé d'ovocytes I, II et III, qui vont être le point de départ de nouvelles pontes (Fig. 6). L'ovocyte (Ovc. IV)

Tableau II. - Développement saisonnier et caractéristiques histologiques des gonades de *Coryphaena hippurus* pêchée dans les eaux tunisiennes. IGS : Indice gonadosomatique. *[Seasonal development and histological characteristics of the gonads of* C. hippurus *caught in Tunisian waters.]*

		Nombre	IGS	Caractéristiques histologiques
Mai-juin-juillet (engins autres que DCPs : palangres, sennes tournantes,)	Femelles matures	6	7,90 ± 2,17	Ovocytes (OVC IV) dominants. Présence d'ovules hyalins. Ovocytes (OVC I), (OVC II) et (OVC III) également présents.
	Mâles matures	9	1,37 ± 0,32	Cystes séminifères remplis de spermatozoïdes (SPZ). Cystes à (SPCII) et (SPT) également présents.
Août (DCPs)	Femelles immatures	110	0,29 ± 0,21	Ovogonies et ovocytes primordiaux (OVC Ia, OVC Ib).
	Mâles immatures	30	0,10 ± 0,05	Spermatogonies (SPG) et spermatocytes (SPCI).
Septembre-octobre (DCPs)	Femelles en début de maturation	122	0,50 ± 0,11	Prévitellogenèse : ovocytes (OVC II) ; début de formation de la zona-radiata ; hétérogénéité cytoplasmique.
	Mâles en début de maturation	59	0,14 ± 0,07	Cystes avec spermatocytes (SPCI) (SPCII) et spermatides (SPT) peu nombreux.
Septembre (engins autres que DCPs : palangres, sennes tournantes,)	Femelles matures	2	8,60 ± 2,32	Ovocytes (OVC IV) dominants. Ovocytes (OVC I), (OVC II) et (OVC III) également présents.
	Mâles matures	2	1,12 ± 0,17	Cystes séminifères remplis de spermatozoïdes (SPZ). Cystes à (SPCII) et (SPT) également présents.
Novembre-décembre (DCPs)	Femelles en cours de maturation	28	0,91 ± 0,13	Vitellogenèse : présence d'ovocytes (OVC I), (OVC II) et (OVC III). Quelques (OVC IV) peuvent être observés.
	Mâles en cours de maturation	11	0,18 ± 0,01	Tubes séminifères remplis de spermatides (SPT) mais aussi de quelques spermatozoïdes (SPZ). Des (SPC I) et des (SPC II) sont également présents.

va ensuite subir une hydratation provoquant une hyalinisation du cytoplasme ; les inclusions vitellines se brisent dans le cytoplasme lui conférant une teinte homogène ; l'ovocyte hydraté dont la taille dépasse 1200 μm est alors prêt à être émis (Fig. 7).

Les ovaires matures contiennent les quatre stades d'ovocytes (I, II, III et IV) à différentes étapes de leur maturation, ce qui nous laisse penser que chez cette espèce, le développement ovocytaire est asynchrone, que la structure ovarienne est quadrimodale et que les pontes sont répétées et assez étalées dans le temps ;

- Stade V (ovaire en post-ponte) : aspect complètement désorganisé de l'ovaire et présence d'ovocytes atrésiques (Fig. 8). Selon Bruslé et Quignard (2004), tous les ovocytes non ovulés qui restent dans l'ovaire après la ponte entrent en dégénérescence et deviennent atrétiques. Des ovules résiduels et des ovocytes III sont présents.

La figure 9A illustre l'évolution des tailles des ovocytes depuis l'individu immature jusqu'à l'adulte et la figure 9B donne celles de leurs noyaux respectifs. Au cours de la vitellogenèse, la taille ovocytaire augmente rapidement, alors que celle du noyau n'est que peu modifiée. Le rapport

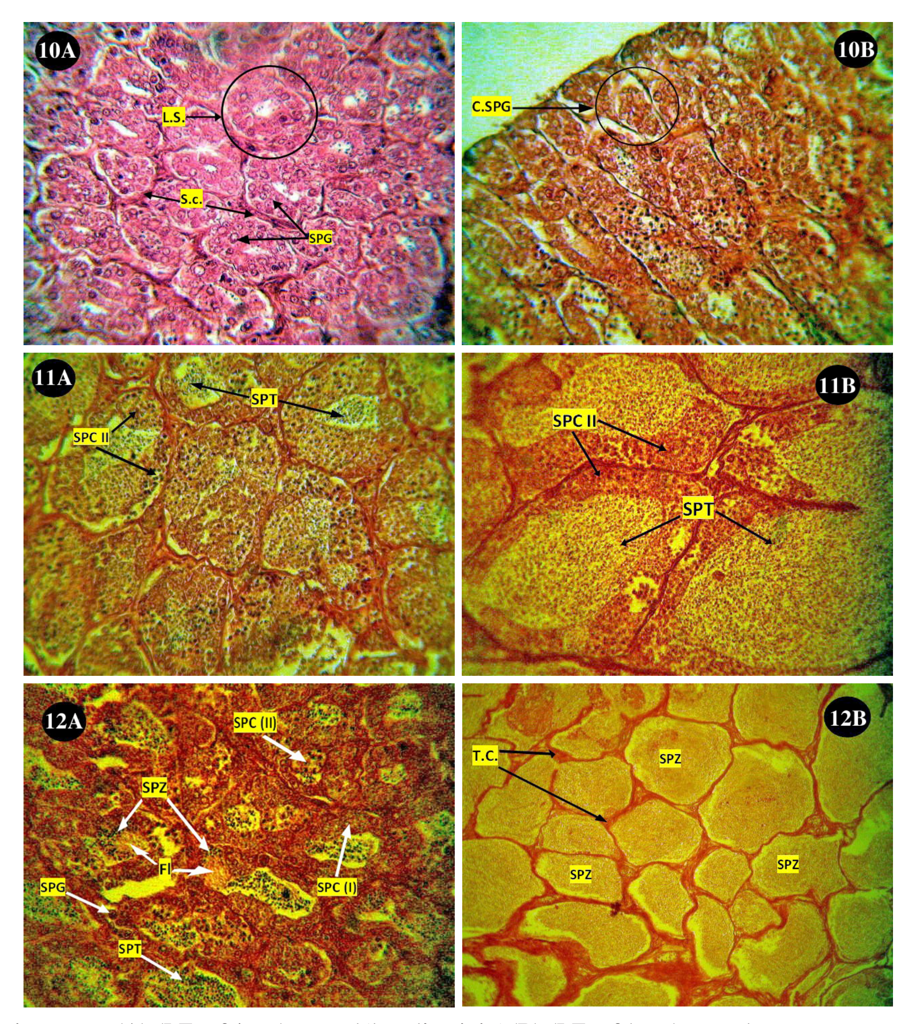


Figure 10. - Testicule immature (**A**) (LF = 24 cm) et en début d'activité (**B**) (LF = 31 cm) avec des cystes spermatogoniques retenus à la périphérie. *[Immature testicle (**A**) (LF = 24 cm) and beginning of activity (**B**) (LF = 31 cm) with spermatogonic cystis retained at the periphery.]*

Figure 11. - Testicule en maturation (**A**) (LF = 42 cm) : divers cystes à plusieurs stades de différenciation. Testicule en maturation avancée (**B**) (LF = 49 cm) : spermatides occupant la totalité de la lumière du lobule. *[Testicular maturation (A) (LF = 42 cm): cystis range at various stages of differentiation. Testicular maturation in advanced maturation (**B**) (LF = 49 cm): spermatids occupying entirely the light of the lobule.]*

Figure 12.- **A** : Fragment de testicule en période d'activité pré-ponte (LF = 57 cm) : lobules séminifères à différents stades de la spermatogenèse, des spermatogonies aux spermatozoïdes immatures. **B** : Testicule mature en période de reproduction (LF = 66 cm) : lobules séminifères distendus par le sperme. *[**A**: Testicle fragment in pre-spawning period of activity (LF = 57 cm): lumen of the seminiferous tubules at various stages of spermatogenesis, from spermatogonial cells to sperm. **B**: Testicle in period of reproduction (LF = 66 cm): lumen of the seminiferous tubules distended by the sperm]*

nucléo-plasmique est de ce fait inversement proportionnel au stade de maturation ovarienne (Fig. 9C). Il passe de 63% en moyenne au stade (Ia) à 3% au stade (IV).

Testicules

La spermatogenèse est la succession des divisions cellulaires et des transformations, au sein du testicule, d'une cellule germinale peu différenciée, la spermatogonie, en une cellule germinale fonctionnelle, le spermatozoïde (Billard, 1979 ; Barnabé, 1991). Les cellules germinales n'évoluent pas seules, elles sont toujours en contact avec des cellules somatiques de soutien appelées cellules de Sertoli (Billard *et al*., 1972).

Le suivi microscopique de la structure testiculaire de *C. hippurus*, de l'individu immature jusqu'à l'adulte, montre trois stades d'évolution :

- Stade I (testicule immature) : début d'activité spermatogonique ; les lobules séminifères, séparés par un stroma conjonctif sont constitués de cystes renfermant des spermatogonies (SPG) de diamètre compris entre 8 et 13 µm (Fig. 10) ; ces spermatogonies sont essentiellement retenues à la périphérie du testicule ;

- Stade II (testicules en spermatogenèse) : tubes séminifères contenant des cystes qui sont à différents stades de spermatogenèse ; l'évolution des cellules germinales est synchrone au sein d'un même cyste ; on trouve des spermatocytes primaires (SPC I) de 6 µm de diamètre, des spermatocytes secondaires (SPC II) de 4 µm de diamètre et des spermatides (SPT) de 2 µm de diamètre, qui remplissent partiellement ou totalement la lumière du lobule (Fig. 11) ; ces spermatides sont regroupés individuellement dans les cystes séminifères et apparaissent en condensation cellulaire sous forme de petites granulations denses fortement colorés. Des cystes renfermant des clones de cellules germinales au même stade de différenciation sont également présents. En période de reproduction, les testicules sont volumineux, pouvant occuper un quart du volume de la cavité abdominale et les tubes séminifères sont distendus par le sperme (Fig. 12) ; à ce stade, tous les cystes mûrs se rompent et libèrent les spermatides dans la lumière des lobules où ils achèveront la spermiogenèse en devenant des spermatozoïdes matures, qui quittent les testicules par un système de canaux efférents ;

Stade III (testicules en post-ponte) : aspect désorganisé des testicules avec des cystes allongés ; quelques spermatozoïdes résiduels non évacués sont observés, mais aussi des spermatocytes secondaires et des spermatogonies (Fig. 13).

Période de ponte

Le suivi de l'indice gonadosomatique (IGS) et l'analyse histologique des gonades femelles et mâles de la dorade coryphène durant les mois où elle est pêchée selon la technique de pêche (DCPs ou autres engins), sont reportés dans le tableau II. Les valeurs de l'IGS sont plus importantes chez les femelles que chez des mâles. Les plus faibles valeurs

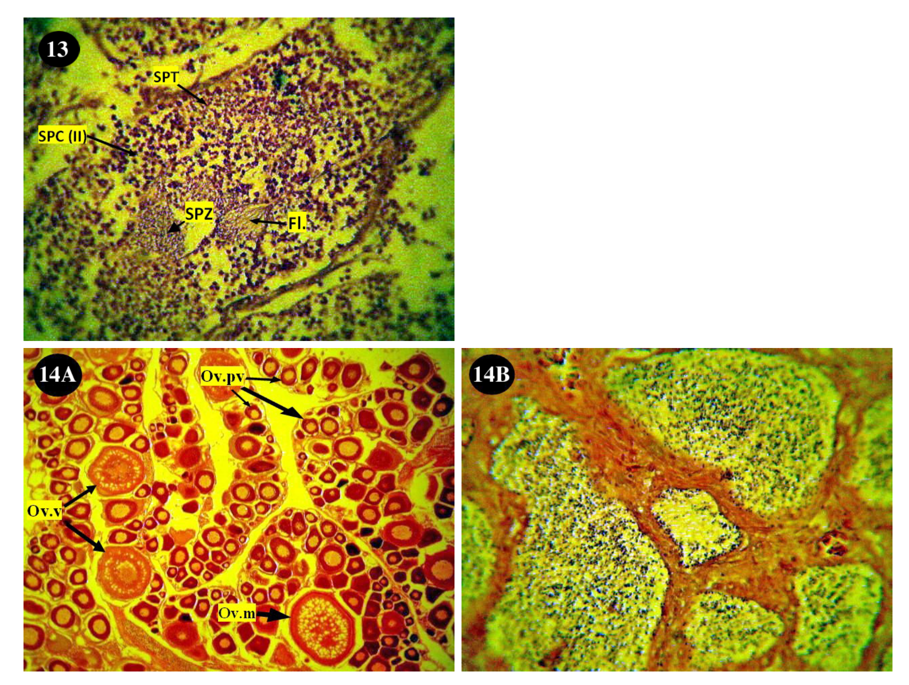


Figure 13. - Testicule en post-ponte (LF = 104 cm). Aspect désorganisé et présence de spermatozoïdes résiduels. *[Testicle in post-spawn (LF = 104 cm). Disorganized aspect and presence of residual sperm.]*

Figure 14 - Première maturité sexuelle. **A**: Femelle (LF = 53 cm) : ovocytes en prévitellogenèse, en vitellogenèse et ovocytes mûrs ; **B** : Mâle (LF = 61 cm) : spermatozoïdes dans la lumière des tubules séminifères. *[First sexual maturity.* ***A****: Female (LF = 53 cm): oocytes in previtellogenesis, in vitellogenesis and mature oocysts;* ***B****: Male (LF = 61 cm): sperm in the lumen of the seminiferous tubules.]*

sont observées chez les poissons capturés par la pêche artisanale moyennant les DCPs. Une évolution est observée au fil des mois en rapport avec le processus de gamétogenèse. Entre août et décembre, l'IGS passe de 0,29 à 0,91 et de 0,10 à 0,18 chez les femelles et les mâles, respectivement. Pendant cette période, les ovaires alors constitués d'ovogonies (OVG) et d'ovocytes primordiaux (OVC Ia, OVC Ib) entrent en prévitellogenèse et vitellogenèse avancée. Des ovocytes secondaires (OVC II) et des ovocytes tertiaires (OVC III) sont observés. Pareillement, les testicules immatures constitués de spermatogonies (SPG) et de spermatocytes primordiaux (SPC I) entament la spermatogenèse. Les cystes sont alors constitués de spermatocytes primordiaux et secondaires (SPC I, SPC II), puis de spermatides (SPT). À ce stade, les cystes mûrs se rompent et libèrent les spermatides (SPT) dans la lumière des lobules séminifères des testicules, où ils achèveront leur maturation jusqu'à leur différenciation en spermatozoïdes (SPZ). Les stades de maturité atteints par les poissons en novembre-décembre correspondent en fait au stade III pour les femelles et au stade II pour les mâles. L'examen de coupes histologiques de ces gonades nous a permis de déterminer la première maturité sexuelle, qui est plus précoce (taille) chez les femelles que chez les mâles (Fig. 14).

Les coryphènes adultes capturées par des engins autres que les DCPs, comme les palangres et les sennes tournantes, ont des valeurs d'IGS très importantes. Les femelles présentent des ovaires matures avec des ovocytes hyalins et les mâles ont des testicules remplis de sperme. La présence dans l'ovaire des femelles matures d'ovocytes à différentes étapes de la maturation (ovocytes primordiaux, prévitellogenèse et en vitellogenèse), et dans les testicules des mâles matures, des cystes à spermatocytes et de spermatides, indiquent une ponte échelonnée dans le temps.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans la présente étude, le suivi macroscopique des gonades de la coryphène *Coryphaena hippurus* a permis de définir une échelle sexuelle de cinq stades chez la femelle et trois stades chez le mâle. Une évolution générale de l'aspect et de la couleur des gonades est constatée tout au long de la maturation. L'étude histologique montre aussi que les stades admis précédemment correspondent effectivement à différentes étapes de maturation des gonades, et confirme que *Coryphaena hippurus* est une espèce gonochorique.

Le suivi de l'évolution des ovocytes, basé sur les critères cytoplasmique et nucléaire, nous a permis de caractériser l'ovogenèse par les stades suivants : immature, prévitellogenèse, vitellogenèse, maturation ovocytaire et ovulation et atrésie. La structure testiculaire permet de définir les trois stades d'évolution suivants : immature, en spermatogenèse et en repos.

Au mois d'août, les spécimens pêchés sont tous au stade immature. L'ovaire, de couleur rose pale, est formé d'ovogonies (8 à 10 μm de diamètre) et d'ovocytes primordiaux (25 à 85 μm de diamètre). Le testicule immature est constitué de cystes remplis de spermatogonies (8 à 13 μm).

En septembre-octobre, la prévitellogenèse est observée, l'ovaire est de couleur rose-orange et les ovocytes secondaires ont un diamètre compris entre 100 et 200 μm. Durant cette même période, les testicules sont de couleur rose clair et les tubes séminifères sont remplis de spermatocytes primaires (6 μm de diamètre) et secondaires (4 μm de diamètre). Durant le mois de novembre, la phase vitellogenèse est très active et les ovaires de couleur jaune-orange ont un aspect granuleux. La maturation se poursuit, la croissance des ovocytes est assez rapide et leur diamètre passe de 350 μm (ovocytes secondaires, II) à 650 μm (ovocytes tertiaires, III) au mois de décembre. Ces ovocytes constituant la troisième classe de taille dans l'ovaire sont jaunâtres à la dissection. En même temps, au niveau du testicule, l'évolution des spermatocytes en spermatides (2 μm) puis en spermatozoïdes se poursuit.

Au cours de la maturation ovocytaire, caractérisée par la migration du noyau vers la périphérie, les ovocytes mûrs, qui ont un diamètre de 900 μm (ovocytes quaternaires, IV), se chargent d'eau et accroissent leur volume de manière considérable, jusqu'à atteindre 1200 μm de diamètre. De forme sphérique et d'aspect transparent, ces ovules sont observés dans les ovaires des femelles adultes prêtes à pondre, capturées au printemps-été.

Après la ponte, des ovocytes en dégénérescence et atrésiques sont observés. Ce sont surtout des ovocytes en vitellogenèse avancée qui sont concernés par ce phénomène. Les mêmes observations ont été rapportées chez d'autres téléostéens par Rinchard *et al.* (1998). Selon Treasurer et Holliday (1981), cette atrésie est déclenchée chez la perche *Perca fluviatilis* par des facteurs environnementaux comme la température, la photopériode, l'alimentation, les facteurs de stress, ou physiologiques comme l'âge des géniteurs. Chez le black-bass *Micropterus salmoides*, Martin *et al.* (1998) mentionnent qu'une absence de ponte pour des raisons externes telles qu'une densité de poissons trop importante ou l'absence de substrat adéquat, provoque également la résorption des follicules.

Par ailleurs, nous constatons que, dans les ovaires des femelles matures de coryphène, des stades variés de l'ovogenèse sont observés et les ovocytes présentent un accroissement irrégulier. La structure ovarienne est quadrimodale (ovocytes primordiaux, prévitellogenèse, vitellogenèse, ovules) et le développement ovocytaire est asynchrone. C'est ainsi que des ovocytes en vitellogenèse avancée peuvent

évoluer rapidement (principalement par absorption d'eau) pour donner des ovules.

La présence en permanence dans l'ovaire des femelles matures d'ovocytes à différentes étapes de la maturation, et dans les testicules des mâles matures, des cystes à spermatocytes et de spermatides, renseigne sur une ponte échelonnée dans le temps. Selon Thomé *et al*. (2005), ce schéma se retrouve chez les espèces qui pratiquent des pontes fractionnées pendant une saison de reproduction longue.

La grande similarité de nos observations avec celles faites notamment en Atlantique ouest par Beardsley (1967), Oxenford (1985) et Perez et *al*. (1992), montre que le processus de maturation de la coryphène est le même, que ce soit dans les eaux tropicales ou tempérées chaudes de la Méditerranée. Dans les eaux de Majorque, Massuti et Morales-Nin (1997) ont rapporté la présence d'au moins deux groupes d'ovocytes dans les ovaires des femelles matures et qualifient la coryphène de poisson à pontes multiples. Des constats similaires ont été rapportés par Palko et *al*. (1982), qui concluent à une période de ponte très étendue. Par ailleurs, Ditty et *al*. (1994) signalent aussi que la ponte se poursuit tout au long de l'année dans les zones tropicales. Ce phénomène de pontes multiples et étalées a été confirmé par les observations faites en captivité par Kraul (1989) et Nel (1995) qui affirment que les femelles de coryphène pondent tous les deux jours tout au long de l'année.

Les valeurs des indices gonadosomatiques (IGS) sont plus importantes chez les femelles que chez les mâles à cause du développement plus important des ovaires. Les jeunes coryphènes faisant l'objet de la campagne de pêche ont des IGS très inférieurs à ceux des adultes matures.

La pêche de ces adultes qui débute au printemps (mai-juin) et qui se poursuit durant l'été (juillet-septembre), indique que les eaux tunisiennes sont une aire de reproduction et que la ponte se situe entre mai et septembre. Les mêmes résultats ont été rapportés par Massuti et Morales-Nin (1995) dans les eaux occidentales de la Méditerranée (Majorque). Ces observations laissent supposer qu'à l'approche de sa période de reproduction, la coryphène effectuerait une migration d'avant-ponte de l'Atlantique vers la Méditerranée similaire à celle du thon rouge *Thynus thunus,* qui lui est d'ailleurs très souvent associé (Massuti et Morales-Nin, 1991).

Les jeunes pêchés aux DCPs entre août et décembre (campagne de pêche) sont tous issus de ces mêmes pontes de l'année et sont âgés de 2 à 8 mois pour des longueurs à la fourche moyennes (LF) allant de 24 à 70 cm (Besbes Benseddik *et al.,* 2011).

L'examen histologique semble indiquer que les premières maturités sexuelles peuvent être atteintes dès 53 cm (LF) chez la femelle (âge : 5-6 mois) et 61 cm (LF) chez le mâle (âge : 6-7 mois). Ces résultats, basés uniquement pour le moment sur l'étude histologique, ne sont que préliminaires. Ils seront prochainement appuyés par l'utilisation de la fonction logistique, commune aux études de sélectivité des engins de pêche, qui relie les proportions des individus matures à la longueur et permet d'estimer avec précision la longueur L_{50}, grâce au logiciel Statsoft (Statsoft, 2000). En utilisant cette fonction sur la coryphène des eaux de Majorque (Méditerranée occidentale), Massuti et Morales-Nin (1995) aboutissent à des tailles respectives de première maturité sexuelle assez proches des nôtres, qui sont de 54,5 cm (LF) pour les femelles et 61,8 cm (LF) pour les mâles. Selon ces mêmes auteurs, les jeunes coryphènes nées en Méditerranée achèveront leur maturation et réaliseront leur première ponte dans les eaux tropicales de l'Atlantique.

En Atlantique, la maturation de cette espèce semble plus précoce, puisqu'en Floride la taille de première maturité sexuelle est de 45 cm (LF) pour les femelles et 42,7 cm (LF) pour les mâles (Beardsley, 1967), et dans le golfe du Mexique, elle est de 49 cm (LF) pour les femelles et 52 cm (LF) pour les mâles (Bentivoglio, 1988).

Les aspects de reproduction abordés dans la présente étude montrent que cette espèce a un développement sexuel précoce et que la maturité est atteinte pendant sa première année de vie. Ce constat a déjà été rapporté par de nombreux auteurs dans beaucoup de régions du globe (Williams et Newell, 1957 ; Beardsley, 1967 ; Shcherbachev, 1973 ; Palko et *al*., 1982 ; Massuti et Morales-Nin, 1995). Par ailleurs, les données histologiques obtenues pour la première fois en Méditerranée, montrent que le développement ovocytaire est de type asynchrone et que *Coryphaena hippurus* est une espèce à pontes fractionnées intermittentes. Cette stratégie de pontes multiples est d'ailleurs spécifique aux espèces tropicales et subtropicales (Burt e*t al.,* 1988).

Enfin, dans les eaux tunisiennes et en Méditerranée où la coryphène n'est présente que saisonnièrement, bien que le processus de maturation des gonades ne puisse être suivi sur un cycle annuel complet, comme c'est le cas dans les régions tropicales où elle est présente de manière permanente, il reste toutefois possible chez un même individu adulte mature grâce à la structure ovarienne quadrimodale de cette espèce.

RÉFÉRENCES

BARNABÉ G., 1991. - Reproduction chez les poissons. *In*: Bases biologiques et écologiques de l'Aquaculture. 500 p. Paris: Lavoisier (Tech & Doc).

BEARDSLEY G.L. Jr, 1967. - Age, growth and reproduction of the dolphin *Coryphaena hippurus*, in the Straits of Florida. *Copeia*, 2: 441-451.

BENTIVOGLIO A.A., 1988. - Investigations into the growth, maturity, mortality rates and occurrence of the dolphin (*Coryphaena hippurus*, Linnaeus) in the Gulf of Mexico. MSc. Thesis, 37 p. Univ. College of North Wales, Bangor, UK.

BESBES BENSEDDIK A., BESBES R. & EL ABED A., 1999. - Contribution à l'étude de la pêche et de biologie de la coryphène *Coryphaena hippurus* en Tunisie. Résultats préliminaires. *Bull. Inst. Natl. Sci. Technol. Mer,* 26: 69-83.

BESBES BENSEDDIK, A., BESBES R., VITALE S., EZZEDDINE-NAJAI S., CANNIZZARO L. & MRABET R., 2011. - Détermination de l'âge et de la croissance de la coryphène, *Coryphaena hippurus*, des côtes tunisiennes par l'analyse des microstructures des otolithes. *Cybium,* 35(3): 173-180.

BILLARD R., 1979. - La gamétogenèse, le cycle sexuel et le contrôle de la reproduction chez les poissons Téléostéens. *Bull. Fr. Piscic*, 273: 117-136.

BILLARD R., JALABERT B. & BRETON B., 1972. - Les cellules de Sertoli des poissons téléostéens. I. Étude ultrastructurale. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.,* 12: 19-32.

BRUSLÉ S., 1982. - Contribution à la connaissance de la sexualité des poissons Téléostéens marins gonochoriques (Mugilidés) et hermaphrodites (Serranidés). Thèse de Doctorat d'État, 360 p. Univ. de Perpignan, France.

BRUSLÉ J. & QUIGNARD J.P., 2004. - Les Poissons et leur Environnement, Écophysiologie et Comportements adaptifs. 1522 p. Paris: Lavoisier (Tec & Doc).

BURT A., KRAMER D.L., NAKATSURA K. & SPRY C., 1988. - The tempo of reproduction in *Hyphessobrycon pulchripinnis* (Characidae), with a discussion of 'multiple spawning' in fishes. *Environ. Biol. Fish.,* 22(1): 15-27.

DITTY J.G., SHAW R.F., GRIMES C.B. & COPE J.S., 1994. - Larval development, distribution and abundance of common dolphin, *Coryphaena hippurus* and pompano dolphin, *C. equiselis* (Family: Coryphaenidae), in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.,* 92(2): 275-291.

GIBBS R.H. Jr & COLLETTE B.B., 1959. - On the identification, distribution and biology of the dolphins, *Coryphaena hippurus* and *Coryphaena equiselis*. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, 9: 117-152.

GOLDBERG S.R. & TRESIERRA A., 1985. - Notes on spawning in the dolphin fish *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) from Peru. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 84: 51-52

KRAUL S., 1989. - Review and current status of the aquaculture potential for the mahimahi, *Coryphaena hippurus*. Advances in Tropical Aquaculture. *Aquacop. Ifremer. Actes de Colloque,* 9:445-459.

LOZANO-CABO F., 1961. - Biometría, Biología y pesca de la lampuga (*Coryphaena hippurus)* de la islas Baleares. *Mem. R. Acad. Cienc. Exactas, Fis. Nat. Madrid,* Ser. Cienc. Nat., 21: 1-93.

MARTIN M., GOUBIER V. & EXBRAYAT J.M., 1998. - Oocyte degenerative process in black-bass (*Micropterus salmoides*) females prevented from spawning. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 45(4): 545-552.

MASSUTI E. & MORALES-NIN B., 1991. - La pesca de la llampuga *(Coryphaena hippurus)* en Mallorca. *Inf. Tec. Inst. Esp. Oceanigr.,* 96: 1-18.

MASSUTI E. & MORALES-NIN B., 1995. - Seasonality and reproduction of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Western Mediterranean. *Sci. Mar.*, 59(3-4): 357-364.

MASSUTI E. & MORALES-NIN B., 1997. - Reproductive biology of dolphinfish (*Coryphaena hippurus,* L) of the island of Majorca (Western Mediterranea). *Fish. Res.,* 30: 57-65.

MELLINGER J., 2002. - Sexualité et Reproduction chez les Poissons. 364 p. Paris: CNRS.

NEL S., 1995. - Commercialisation of mahi-mahi. Australia. *Aquaculture*, 9(6): 51-53.

OXENFORD H.A., 1985. - Biology of dolphin *Coryphaena hippurus* and its implications for the Barbadians fisheries. Ph.D. Diss., 366 p. Univ. West Indies, Cave Hill, Barbados.

PALKO B.J., BEARDSLEY G.L. & RICHARDS N.J., 1982. - Synopsis of the biological data on dolphinfishes, *Coryphaena hippurus* and *Coryphaeana equiselis* Linnaeus. *FAO Fish. Synop.*, 130: 1-28.

PATIÑO R. & SULLIVAN C.V., 2002. - Ovarian follicle growth, maturation, and ovulation in teleost fish. *Fish Physiol. Biochem.*, 26: 57-70.

PEREZ R.N., ROMAN A.M. & RIVERA G.A., 1992. - Investigation of the reproductive dynamics and preliminary evaluation of landing data of the dolphinfish *Coryphaena hippurus*, L. Final Report of Dingell-Johnson Project F26-1. 95 p. Mayaguez, PR: Puerto Rico Department of Natural Ressources, Fishery Research Laboratory.

POTOSCHI A., RENONES O. & CANNIZZARO L., 1999. - Sexual development, maturity and reproduction of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western and central Mediterranean. *Sci. Mar.* 63(3-4): 367-372.

RINCHARD J., PONCIN P. & KESTEMONT P., 1998. - Croissance ovocytaire et régulation stéroïdienne chez les poissons à pontes unique et multiple: une revue. *Ann. Limnol.*, 34(2): 211-225.

SHCHERBACHEV Yu.N., 1973. - The biology and distribution of the dolphins (Pisces, Coryphaenidae*). J. Ichthyol.,* 13: 182-191.

SANTOS R.N., ANDRADE C.C., SANTOS A.F.G.N., SANTOS L.N. & ARAUJO F.G., 2005. - Histological analysis of ovarian development of the characiform *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) in a Brazilian reservoir. *Braz. J. Biol.*, 65(1): 169-177.

SELMAN K. & WALLACE R.A., 1989. - Cellular aspects of oocyte growth in teleosts. *Zool. Sci.*, 6: 211-231.

SOICHI M., 1978. - Spawning behaviour of dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the aquarium and its eggs and larvae. *Jpn. J. Ichthyol.,* 24: 290-294.

THOMÉ R.G. BAZZOLI N., RIZZO E., SANTOS G.B. & RATTON F.R., 2005. - Reproductive biology of *Leporinus taeniatus* Lűtken (Pisces, Anostomidae) in Juramento Reservoir, São Francisco River basin, Minas Gerais, Brazil. *Rev. Bras. Zool.*, 22(3): 565-570.

TREASURER J.W. & HOLLIDAY G.T., 1981. - Some aspects of the reproductive biology of perch *Perca fluviatilis* L. A histological description of the reproductive cycle. *J. Fish Biol.*, 18: 359-376.

UPADHYAY S.N., 1977. - Morphologie des gonades immatures et étude expérimentale de l'induction de la spermatogenèse chez la truite arc-en-ciel juvénile (*Salmo gairdneri*). Thèse de Doctorat, 111 p. Univ. Paris VI, France.

WALLACE R.A. & SELMAN K., 1981. - Cellular and dynamic aspects of oocytes growth in teleosts. *Am. Zool.*, 21: 325-343.

WILLIAMS F. & NEWELL B.S., 1957. - Notes on the biology of the dorate or Dolfphinfish (*Coryphaena hippurus*) in East African waters. *E. Afr. Agric. J.,* 23: 113-118.